植 物 分 类 学 报 42 (4):345 – 351 (2004)
Acta Phytotaxonomica Sinica

商陆属中五基数花起源于三基数花的新证据——非洲商陆的花器官发生

陈 丹 王青锋*

(武汉大学生命科学学院 武汉 430072)

Pentamerous flowers in the genus *Phytolacca* have been derived from trimerous flowers—New evidence from the floral organogenesis of *Phytolacca dodecandra*

CHEN Dan WANG Qing-Feng*

(*College of Life Sciences*, *Wuhan University*, Wuhan 430072, China)

Abstract The floral organogenesis of *Phytolacca dodecandra* L′Her. (Phytolaccaceae) has been observed under both scanning electron microscope (SEM) and light microscope. The primordia of the floral appendage are arranged according to a pentamerous pattern and acropetal succession. Five sepal primordia arise in a 2/5 sequence, and no petal primordia have been observed. The stamen primordia arise centrifugally. The first two pairs arise successively opposite sepal one and two. In the subsequent initiation of inner and outer stamens, *P*. *dodecandra* differs from other species in the genus *Phytolacca*. The four or five carpel primordia arise in rapid succession, usually equal in number and alternating with the inner stamens. The effects of temporal and spatial factors during the floral organogenesis of *P*. *dodecandra* are discussed. The data on the androecial ontogeny in *P*. *dodecandra* refute the existence of diplostemony in Phytolaccaceae, in which *P*. *dodecandra* occupies a pivotal systematic position. The androecial ontogeny in *P*. *dodecandra* supports the viewpoint that in the genus *Phytolacca* pentamerous flowers have been derived from trimerous flowers.

Key words *Phytolacca dodecandra*, floral organogenesis, trimerous flower, pentamerous flower.

摘要 运用扫描电镜和石蜡切片方法对非洲商陆 *Phytolacca dodecandra* L′Her.的花器官发生过程及花器官各部分的位置排列进行了观察。结果表明:非洲商陆萼片 5 枚,以螺旋向心方式发生;没有观察到花瓣原基的发生;雄蕊为螺旋离心方式发生,前 4 枚雄蕊分 2 对出现在对萼位置,但此后发生的雄蕊的发生顺序明显区别于其他种;心皮 4 – 5 枚,与内部雄蕊互生。本文探讨了时空因素对花器官发生的影响,基于对非洲商陆花器官发生的观察,否定了“商陆属源于二轮雄蕊样式”的假说,并为商陆属中“五基数花起源于三基数花”的观点提供了新的证据。

关键词 非洲商陆;花器官发生;三基数花;五基数花

在长期的演化过程中,植物花部结构往往比营养结构受到环境饰变的影响要小,因而一直为系统学家所关注(Endress, 1994)。对花部结构多样性的认识是探讨被子植物系统发育的重要基础,例如,对花原基发生和发育的有效观察可揭示花器官发育的时间顺序和

2004-02-23 收稿,2004-06-07 收修改稿。
基金项目:国家自然科学基金资助项目(30070055)(Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 30070055))。
* 通讯作者(Author for correspondence)。

空间关系，显示花的成熟结构的初始状态和发育成因，从而揭示花部结构的同源性；对花原基发生与花的成熟结构的比较可发现退化现象和花器官的次生性变化；不同类群中同一性状的演化系列的对比观察可用于探讨花的某一部分的结构、功能及在整个被子植物中的演化式样；与花发育的组织学研究相结合能准确地揭示花器官在发生和发育上的联系（Endress，1994；孙坤等，1998）。

商陆属 *Phytolacca* L.是商陆科 Phytolaccaceae 中最大的属，有约 25 种（Rohwer，1993）。该属植物的花大多顶生或侧生于无限花序上，每一朵花具 3 枚苞片（1 大 2 小），花被为五基数，萼片的数目（多为 5 枚，有时为 4 枚）较之雄蕊和心皮的数目更稳定；雄蕊 5–30 枚，单轮或数轮排列；心皮 5–16 枚排成 1 轮，基部融合或分隔，每 1 枚心皮包含 1 个倒生型胚珠。在商陆属植物中，具 8 枚雄蕊的情况最为常见：3 对分别与萼片 1、2、3 对生，2 个单个的雄蕊与萼片 4、5 对生（Ronse Decraene et al.，1997）。

早期观点认为，商陆属雄蕊群的基本模式是二轮雄蕊式（具 10 枚雄蕊），雄蕊数较少（7–8 枚）缘于败育；雄蕊数较多则被认为是分裂的结果（Eichler，1878）。

Ronse Decraene 和 Smets（1993，1994）提出石竹目 Caryophyllales 中五基数花很可能起源于三基数花，并通过两轮花被的压缩和两个萼片融合点处雄蕊的消失来完成。在蓼科 Polygonaceae 也有类似情况，该科中同时存在三基数花和五基数花，且有足够证据证明五基数花由三基数花起源（Laubengayer，1937；Ronse Decraene & Akeroyd，1988）。蓼科的三基数花通常具 2 轮 3 数萼片和 9 枚排成两轮的雄蕊（外轮有 3 对雄蕊，内轮有 3 枚雄蕊），而其五基数花有 5 枚萼片和 8 枚雄蕊，2 对外轮雄蕊与萼片 1、2 对生，2 枚单独的雄蕊与萼片 4、5 对生，还有 1 对不等大的与萼片 3 相对的过渡性雄蕊（Laubengayer，1937；Ronse Decraene & Akeroyd，1988）。如果把这种现象与商陆属相对照，便会发现两者十分相似，因为商陆属也具有多种花器官排列样式，并以 5 萼片 8 雄蕊最为常见。

本研究的目的除了完善商陆属中非洲商陆的花器官发生资料，还期望通过比较商陆属雄蕊群多样性的进化式样，验证“二轮雄蕊式”和“离心型多雄蕊”是否为商陆属基本性状，并利用非洲商陆在商陆属中花器官发生式样的过渡地位对商陆属中五基数花与三基数花的起源关系进行探讨。

1 材料和方法

非洲商陆 *Phytolacca dodecandra* L′Her.采于肯尼亚 Nakuru。凭证标本（Whu20003）存于武汉大学植物标本馆（WH）。

新鲜材料经 FAA 固定后，一部分用常规石蜡切片法切片后，制成永久切片，在 Olympus BH-2 型显微镜下观察、照相；另一部分经乙醇逐级脱水后，用双面胶固定于样品台上，置于 Hitachi S-800 扫描电镜下观察、照相。

2 结果和分析

商陆属花器官的早期发育高度相似，其主要差异体现在雄蕊和心皮数不同，其次是花器官的外部形态。下文对非洲商陆花器官发生的描述中，把 4–5 枚先形成的雄蕊称为内部雄蕊，后来出现的外部数目不定的雄蕊称为外部雄蕊。

非洲商陆花序为总状花序，每一花序包含数以百计的小花。每一朵小花被一枚位于

花序轴远轴方向的苞片和左右两枚小苞片包裹(图 1a)。非洲商陆的花芽很小,约为其他种的一半。

2.1　苞片的发生

首先出现在花序顶端分生组织的原基为苞片原基,开始只是一个突起,随后迅速成为新月状,在这个原基的上方,新的原基又继续出现。低处的苞片原基快速生长后完全覆盖上方的原基,位于上方的原基则向侧面延伸,形成两枚小苞片。苞片和小苞片在整个发育过程中都具大小差异,起保护花芽的作用。

2.2　萼片的发生

5 枚萼片最先发生,按照 2/5 的顺序相继出现(图 la,b),同时存在顺时针或逆时针情况。第 1 枚萼片的原基在远轴处发生,几乎同时,第 2 枚萼片原基于近轴处向花序轴方向伸出,紧接着出现第 3 枚萼片原基(图 2－4)。随后,两枚更上方的萼片原基出现(图 5),继续以 2/5 的间隔顺序发生和发育(图 1a,b)。与属内其他种的卵圆形萼片不同,非洲商陆的萼片最后发育为勺状,外表面被毛。

2.3　雄蕊的发生

所有的花萼发生后,顶端处的原基逐渐发育成五边形,5 枚内部雄蕊开始以 2/5 的顺序相继迅速发生(图 5,6)。其中前 4 枚分 2 对出现在与萼片 1、2 相对的位置,第 5 枚雄蕊单独出现,并与萼片 3、5 互生(图 1a,b,5)。5 枚雄蕊还分别与萼片、心皮互生。内部雄蕊发生后,单个的外部雄蕊于对萼处相继离心发生(图 1a,b,6,7),发生的顺序多样:五心皮的花中,多数情况下第 1 枚外部雄蕊与萼片 3 相对,然后出现与萼片 4、5 相对的外部雄蕊(图 1a,6,7);而在四心皮花中存在另一种情况,第 1 枚外部雄蕊在第 1、2 对雄蕊对间出现,即与萼片 4 对生,然后出现与萼片 3、1 相对的外部雄蕊(图 1b,12)。

非洲商陆花器官发育过程中,雄蕊数有时会因额外的外部雄蕊的出现而增加,这些雄蕊离心出现在与之前形成的雄蕊相间或相对处(图 1a,b)。

非洲商陆雄蕊的后期发育与属内其他种相同(Ronse Decraene et al., 1997),即雄蕊原基演变为两个卵圆形囊,然后逐渐分化为两个花粉囊(图 8－10)。

图 1　非洲商陆花的花图式　a,**五心皮非洲商陆花图式(引用** Ronse Decraene, 1997);b,**四心皮非洲商陆花图式。**
Fig. 1.　Floral diagram of *Phytolacca dodecandra*.　a, floral diagram of the five-carpel flowers (From Ronse Decraene, 1997); b, floral diagram of the four-carpel flowers.

2.4　心皮的发生

雄蕊原基分化后，出现与内部雄蕊原基互生的心皮原基，心皮原基近同时快速出现（图 6，7）。多数情况下心皮数与内部雄蕊数对应，即心皮数为 5 时，内部雄蕊数为 6（图 10），心皮数为 4 时，内部雄蕊数为 5（图 12）。当心皮数为 5 时，心皮皆与萼片相对（图 7）。与属内其他种相同，非洲商陆心皮后期发育过程为：心皮原基分化为 U 形突出体，并在侧面相接，它们通过腹部内陷呈圆顶状（图 8、9），且在成熟时伸出钩状附属物，于中部会合（图 10）。

每一个心皮都包含一个着生于中央胎座的倒生型胚珠，胚珠不与周围的子房壁贴生（图 13）。

在非洲商陆中，花萼发生的顺序与以前报道的一些种（如 *P. americana* L.、*P. icosendra* L.、*P. dioica* L.、*P. japonica* Makino、*P. esculenta* Van Houtte 和 *P. acinosa* Roxb.）完全相同（Ronse Decraene et al.，1997），只是当其成熟时，成为独特的勺状。

3　讨　论

3.1　时空因素对花器官发生的影响

形态学研究应树立动态的观点。从动态的角度看，发育过程的不同阶段均可被看做一个结构（Sattler，1992），而除了植物体的成熟结构，发育过程的各阶段均存在大量的系统发育信息。因此，植物的形态结构实际上可看作一个时空过程（Ritterbush & Wunderlin，1989）。

以非洲商陆的花器官发生来看，花器官的发生、发育明显受到空间因素的影响。

第一，先发生的雄蕊原基与萼片互生、心皮原基与内部雄蕊原基互生受空间因素影响。原基发生之初，受整个花部空间狭小所限，资源丰富且相对宽松的互生处最适合新原基发生。

第二，非洲商陆的花蕾明显小于属内其他种，在花完全成熟前，5 枚萼片均卷叠包裹在花原基外，其内部可伸展空间有限，而实际情况也如此，非洲商陆心皮数（4 – 5）与雄蕊数（8 – 12）明显少于属内其他种（心皮数 8 – 11，雄蕊数 10 – 30）。

第三，外部雄蕊单个离心出现，并多在第 1、2 对雄蕊对之间的正下方，在成熟的花中比内部雄蕊小（图 9、12），且时常败育。这正是由于外部雄蕊发育空间受限造成，在空间不允许时，它们甚至不发生。外部雄蕊离心出现不仅巧妙地避免了与同一时期向心

←

图 2 – 12　扫描电镜下非洲商陆的花器官发生　2 – 4. 示花萼原基的发生。5. 示内部雄蕊原基的发生。6，7. 示外部雄蕊原基和心皮原基的发生。8 – 10. 示雄蕊原基和心皮原基的成熟。11，12. 示四心皮花的雄蕊、心皮原基发生情况。　图 13　石蜡切片，示胚珠　c，心皮原基和心皮；o，胚珠；s，内部雄蕊原基和雄蕊；s′，外部雄蕊原基和雄蕊；se，花萼原基和花萼。

Figs. 2 – 12.　SEM photomicrographs of floral organogenesis in *Phytolacca dodecandra*.　**2 – 4.** Initiation of sepal primordia. **5.** Initiation of inner stamen primordia. **6，7.** Initiation of outer stamen primordia and carpel primordia. **8 – 10.** The development of stamen primordia and carpel primordia. **11，12.** The four-carpel situation. **Fig.13.** Paraffin section photomicrograph：the ovule. c，carpel primordium and carpel；o，ovule；s，stamen primordium and stamen；se，sepal primordium and sepal.

Scale bar = 50 μm in Figs. 2 – 4，6，8，11；100 μm in Figs. 5，7，9；60 μm in Fig. 12；200 μm in Fig. 10；and 400 μm in Fig. 13.

发生的心皮原基在空间上的冲突，也可充分利用与心皮原基同时出现的时间为雄性资源争取更大的繁殖潜力。Uhl 曾对花部向心或离心方式的稳定性提出质疑(Uhl，1988；Uhl & Moore，1980)，而非洲商陆在花部发育方向上(向心或离心)的多样性再次验证了 Uhl 的观点。

第四，在我们的研究中，除了绝大多数的五心皮的情况，还有很多四心皮的畸形花，仔细观察后发现，四心皮花多存在某两枚内部雄蕊原基间距过小的情况(图 11，12)，可以推测，由此产生的空间限制可能造成了该处心皮原基发生的障碍。

3.2 商陆属的雄蕊群是否为二轮雄蕊样式

曾有观点认为商陆属植物的雄蕊群源于二轮雄蕊式(即二轮，每轮 5 枚)，并提出由这个基本样式经分裂形成更多数的雄蕊，或经败育而形成更少数的雄蕊(Eichler，1878)。表面上看，商陆属内一些种具 10 枚雄蕊，排列形式接近二轮，例如在非洲商陆的成熟花中，有很明显的两轮雄蕊，一轮与萼片互生，另一轮与萼片对生(图 1a)，这易使人误解为二轮雄蕊。另外，轮状排列的花器官在其原基发生时可能是螺旋状的，只是由于此后的发育而转变为轮状排列。有时花的发生以特别迅速的螺旋状方式进行，而与轮状发生很难区分(Endress，1994)。

根据本文的观察，非洲商陆内部雄蕊为 2 对与萼片 1、2 相对，1 个单独位于萼片 3、5 间。与商陆属其他种不同，非洲商陆雄蕊成对出现的情况只限于前 4 枚雄蕊(图 1a；图 5–7)，即从第 5 枚雄蕊开始改为以一定顺序相继单个出现。而且，后来出现的与萼片对生的外部雄蕊显得比先形成的 5 枚内部雄蕊更靠外一些(图 6，7，9)，并趋向于散生性出现。以前曾有研究提出，外部雄蕊按照规则的顺序发生并限制在与萼片 1、2、3 相对的区域内(Ronse Decraene，1997)，但本文观察结果并不支持这一观点(图 8，11，12)。在本文观察到的成熟花中，五心皮花雄蕊以 7、8 数(另有 9–12)最为常见；四心皮花雄蕊以 6 数最为常见(另有 7–10)。而内部雄蕊保持不变的事实支持了外部雄蕊进化性丢失的设想。

3.3 商陆属中花器官五基数发育式样是否起源于三基数式样

Ronse Decraene 和 Smets (1995)认为，对于三基数花，原基发生时最外轮雄蕊原基为 6 枚的情况较原始。后来 Ronse Decraene 等(1997)又报道，在商陆属所有种中，先出现的雄蕊为 3 对 6 枚，其中与第 1、2 枚花萼对生的雄蕊皆为成对同时出现，但第 3 对雄蕊却存在位置不对称且大小不相同的情况。这一现象在非洲商陆中尤为明显，在对非洲商陆五心皮花与四心皮花的对比观察中发现，五心皮花的第 1、2 对雄蕊分别与萼片 1、2 对生，每对雄蕊内两雄蕊几乎同时出现且没有大小差异，而接下来与萼片 3 相对的两枚雄蕊实际上已经不构成雄蕊对，因为它们不仅位置不对称、出现时间一前一后，甚至存在大小差异，通常是其中与萼片 3、5 互生的大一些，而与萼片 3 对生的小一些(图 7–9)。而 Ronse Decraene 等(1997)认为，第三对对萼雄蕊的延迟出现表明五基数花是从三基数花的祖先演变而来。而在四心皮花中明显可见单个雄蕊替代两枚看似成对的雄蕊在与萼片 3 对生处出现的情况(图 1b，12，13)，说明二分的观点并不适合解释其个体发育过程。根据陈家宽(1989)提出的有关畸形学的观点，作者认为，这种畸形现象代表一种前进性的演化趋势，也可从另一方面看出三基数花逐渐演变成五基数花的痕迹。

以上提到的各种过渡性表征都与蓼科中发现的过渡情况极其相似，由此推断，非洲商

陆同样可以成为商陆属中‘五基数花是由三基数花起源’观点的辅证。

非洲商陆的花蕾相对于属内其他种的小型化，带来了明显的空间局限，这也使第三“对”雄蕊在空间布局上不再像其他种那样宽松，从而导致了与萼片3相对的两枚雄蕊的错位（没有足够位置在同一轮并排发生），这更使非洲商陆被看做商陆属三基数花向五基数花的过渡种成为可能。

致谢　中国科学院植物研究所陈之端教授协助采集材料，肖荫厚先生、杨学健先生在完成扫描电镜照片的过程中给予帮助，一并致谢！

参　考　文　献

Chen J-K (陈家宽). 1989. Systematic and Evolutionary Botanical Studies on Chinese *Sagittaria* (中国慈姑属的系统与进化植物学研究). Wuhan: Wuhan University Press.

Eichler A W. 1878. Blüthendiagramme. Leipzig: Wilhelm Engelmann. 2: 575.

Endress P K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge: Cambridge University Press. 1–463.

Laubengayer R A. 1937. Studies in the anatomy and morphology of the polygonaceous flower. American Journal of Botany 24: 329–343.

Ritterbush A, Wunderlin U. 1989. On growth and development—A spatiotemporal analysis of flower ontogenesis. Environmental Experimental Botany 29: 111–121.

Rohwer J G. 1993. Phytolaccaceae. In: Kubitzki K, Rohwer J G, Bittrich V eds. The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. II. Berlin: Springer-Verlag. 506–515.

Ronse Decraene L P, Akeroyd J R. 1988. Generic limits in *Polygonum* and related genera (Polygonaceae) on the basis of floral characters. Botanical Journal of the Linnean Society 98: 321–371.

Ronse Decraene L P, Smets E F. 1991. The floral ontogeny of some members of the Phytolaccaceae (subfamily Rivinoideae) with a discussion of the evolution of the androecium in the Rivinoideae. Biologisch Jaarboek Dodonaea 59: 77–99.

Ronse Decraene L P, Smets E F. 1993. The distribution and systematic relevance of the androecial character polymery. Botanical Journal of the Linnean Society 113: 285–350.

Ronse Decraene L P, Smets E F. 1994. Merosity in flowers: definition, origin and taxonomic significance. Plant Systematics and Evolution 191: 83–104.

Ronse Decraene L P, Smets E F. 1995. The androecium of monocotyledons. In: Rudall P J, Cribb P J, Cutler D F, Humphries C J eds. Monocotyledons: Systematics and Evolution. Kew: Royal Botanic Gardens. 181–200.

Ronse Decraene L P, Vanvinckenroye P, Smets E F. 1997. A study of the floral morphological diversity in *Phytolacca* (Phytolaccaceae) based on early floral ontogeny. International Journal of Plant Sciences 158: 57–72.

Sattler R. 1992. Process morphology: structural dynamics in development and evolution. Canadian Journal of Botany 70: 708–714.

Sun K (孙坤), Chen J-K (陈家宽), Chen Z-D (陈之端). 1998. Progress in studies on floral development of angiosperms and some consideration on future studies. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 36: 558–568.

Uhl N W. 1988. Floral organogenesis in palms. In: Leins P, Tucker S C, Endress P K eds. Aspects of Floral Development. Berlin: Cramer. 25–44.

Uhl N W, Moore H E. 1980. Androecial development in six polyandrous genera representing five major groups of palms. Annals of Botany 45: 57–75.